第22卷 第1期 昆虫学报 Vol. 22, No. 1
1979年2月 ACTA ENTOMOLOGICA SINICA Feb., 1979

夜蛾趋光特性的研究：复眼转化过程中的行为变异*

侯无危 贺小威
（中国科学院动物研究所）

影响蛾类趋光性和灯光诱蛾效果的因素很多。过去，国内外许多观察和实验都侧重在研究光源的辐射光谱和辐射强度以及气候条件的影响。至于蛾类的主要感光器官的适应状态怎样影响趋光性，却极少引起注意。

陈元光等（1963）曾经用电生理学的方法，测出粘虫蛾复眼的暗适应过程大约为30—45分钟。Agee（1972）用电生理方法研究复眼，发现美国棉铃虫复眼在暗适应中，达到最高灵敏度的时间为30分至285分，雌、雄的平均时间分别为88分和115分；美国烟青虫雌、雄蛾的平均时间分别为119分和121分。最近，李典谟等（1977）以复眼反射光的增强作为暗适应的指标，测出烟青虫蛾在暗室内暗适应时，复眼的转化速率很不一致。快的个体约经过1小时就达到最大反射值；慢的个体则需经过3小时，而绝大多数个体（79%）则在1—2½小时内。因此，他们推测在入夜后的一段时间里，田间昆虫的眼由昼眼转化为夜眼的情况是各不相同的，并且认为这种差异会影响成虫对于灯光发生不同的行为反应。棉铃虫（*Heliothis armigera*）蛾是灯光防治的主要对象之一，为了进一步探索这个问题，我们认为有必要检查一下在日夜交替的自然暗适应条件下其复眼状态究竟是否一致，复眼状态怎样影响着趋光性，以便深入地了解夜蛾类趋光性的控制因素。

一、入夜前后的复眼状态

据Höglund（1963，1966）的实验报告，夜蛾在暗适应中，视觉敏感性的提高，伴随着复眼反光面积的增大。本项研究即以反光区的大小作为检查内容。

方法 每天清晨将经过取食后的成虫置于400勒克司光照箱中，给以不少于八小时的光照处理。再从光照箱中将虫取出，剪去翅、腿及触角，固定于虫床，置于朝南的能充分见到自然光的玻璃窗旁，进行自然暗适应。而后以日暮[1]，日暮后半小时，日暮后2½小时三种不同时间对虫眼进行分组检查。此外，并以在暗室内经过2½小时暗适应的虫眼作为对比。检查时将载有蛾体的虫床，置于附有投光器的显微镜下，用红光快速调整距离，以能见到清晰小眼面为准，用一秒的时间进行投光拍摄。由于蛾体侧卧虫床，每头蛾只能拍摄一只复眼。用测微尺测量底片上每只蛾眼的反光区直径和复眼直径，算出二者之间的比值（反光区直径/复眼直径），再乘以100后，简称为反光区指数，作为暗适应程度的比较标准。

* 于延芬、曹守珍两同志洗印照片，谨表谢意。
1）日暮指傍晚在室内窗旁照度为0.27—0.60勒克司。实验期内的具体时间为18时35分至20时8分。

结果　从 148 只复眼的摄影和测算结果中，可以看出，任何一种暗适应条件下，反光区的面积都是参差不齐的，并且不是由于月光的影响。在日暮时，大多数虫眼已开始由昼眼向夜眼转化，但其转化的程度较浅，而且在个体之间复眼表现的情况极不一致。有 4 只虫眼，仍处在昼眼状态，仅能看到复眼中央有一个圆的黑斑(如图版 I-1)；有的已看到微小的反光区(如图版 I-2，3)；有的出现中等大的反光区(如图版 I-4，5)。此时的窗旁照度虽然已很微弱，但人眼仍可看出大形物体的轮廓。所以，即使反光区较大的复眼也应该尚未结束转化过程。日暮后半小时的复眼状态，则已有更明显的发展。更多的复眼出现了大而圆的反光区。并且很多复眼的反光区面积已经扩大到日暮时所没有的程度(如图版 I-6)。而反光区很微小的状态已经完全消失。不过在这一组中，还有一只虫眼仍处于昼眼状态。虽然这时的窗旁照度已在 10^{-2} 勒克司以下，但反光区的平均面积仍然小于日暮后 2½ 小时的复眼。说明了此时的复眼与深夜的复眼有所区别。日暮后 2½ 小时的复眼，从反光区面积的变异幅度来看，与日暮后半小时的复眼相仿。不过，其中具有大面积反光区的复眼数目进一步增多。在这一组内，除了一只虫眼由于未知原因，仍然停留在昼眼外，从时间上来看，正常的复眼，应该已经完成了全部的转化过程。暗室内经历 2½ 小时暗适应的复眼，平均反光区指数和日暮后 2½ 小时的情况相似。在这一组内，也有一只虫眼处于昼眼状态。各组的测算结果列于表 1。凡是停留在昼眼状态的，一律未包括在内。

表 1　反光区与虫数分布

检查时间	虫数(头)		平均反光区指数			各反光区指数内的虫数分布百分率			
	雌	雄	雌	雄	总体	11—30	31—40	41—50	51—65
日　暮	22	19	32.5	36.3	34.2	34.14	34.14	31.70	0
日暮后半小时	15	21	51.5	50.6	51.0	0	11.11	25.00	63.88
日暮后 2½ 小时	14	17	55.1	52.3	53.5	0	3.22	19.35	77.41
暗室 2½ 小时	20	13	53.5	53.1	53.4	0	15.15	15.15	69.69

表 1 说明，在暗适应过程中，复眼反光区面积扩大的速率，以及达到充分暗适应后，反光区的最终面积，均存在着很大的个体差异。所以，就任一个体而言，反光区指数的大小，可以表示复眼转化程度的深浅，反光区指数越大，则转化越彻底。但在不同个体之间，反光区指数的大小就不一定能完全表示复眼转化程度的深浅。反光区指数较大的复眼，可能尚在继续转化；反光区指数较小的复眼，却可能已经转化完毕。由于情况复杂，对于日暮后半小时的复眼转化程度，以及完成转化的个体百分率，我们只能采用以下两种估计。假设日暮后 2½ 小时已达到充分暗适应，正常复眼理应转化完毕。本组反光区的平均指数为 53.5，表示百分之百的平均转化程度。那末由表 1 可以得出，日暮时反光区平均指数为 34.2，平均转化程度仅达 63.9%。日暮后半小时反光区平均指数为 51，则表示平均转化程度已达到 95.3%。作为对照处理的室内 2½ 小时暗适应，转化程度达到 99.8%。再从反光区指数的最小值来看，日暮后 2½ 小时的最小值为 40。假设小于此数值的复眼，有可能尚未转化完毕。在日暮后半小时的一组中，共检查复眼 36 只。其中，4 只复眼的反光区指数为 33、37、38、39，其余 32 只复眼均超过 40，占全组复眼总数的 88%。室内暗适

应组中,超过40的复眼占总数的91%。按照以上估计,在日暮后半小时,大地已经“全黑”的时候,自然界中绝大多数棉铃虫的复眼,可能已经完成转化过程。

二、复眼状态与行为反应

许多研究证实,昆虫趋光性随辐射强度而变,在一定的强度范围内,强度大,诱虫多。趋光性也随波长而变,有些波长诱虫量多,有些波长诱虫量少。棉铃虫蛾即是如此(丁岩钦等,1974;丁岩钦,1978)。此外,南通地区农科所(1975)发现,将缺乏引诱性的日光灯与黑光灯并列时,能大幅度地提高对棉铃虫蛾的诱集量。田间亮灯一般是在日暮到日暮后半小时期间。这正是棉铃虫复眼的转化很不齐的时期。因此,我们设计了以下的实验,检查不同复眼状态的棉铃虫对于光刺激的强度和波长以及单、双光的行为反应。

方法 使用立式的测验器。此种设备外壳的正面一部分用透明的塑料板,板上有二个取虫用的小门。背面为透光的磨砂塑料板,其后装有一组小功率白炽灯,利用调压器调节背景亮度以供实验完毕时稳定试验虫不向外飞,并且易于取虫。测验器的顶端有两个相隔50厘米的光孔,分别安装不同的干涉滤光片,光孔下方各联接一个诱集室,诱集室具有喇叭口。光孔上方的小室内设有试验用光源。测验器的下端是一个具有闸门的暗适应室,其外部门上有一小孔,专作投放测验成虫用。测验器见图(图版 I-7)。

这种测验器的优点是: 1.进行夜蛾行为测定时,能直接观察到昆虫飞向那个波长。2.由于诱集室的入口孔道狭窄,减少入内的棉铃虫蛾因相互干扰而被迫复出的机会。

在双光测验中使用两种单色光,其一为405毫微米,来自20瓦黑光灯,代表引诱性较强的光;另一为554毫微米,来自20瓦日光灯,代表引诱性很弱的光。用中性滤光片将两光调节成同等强度。单光测验中只使用405毫微米的紫光。在低强度测验中,在干涉滤光片处测得的光度为 9×10^{-5} 毫瓦/平方厘米。高强度测验中,在该处的光度为 1.9×10^{-2} 毫瓦/平方厘米。

测验器置于暗室内,实验期间室温保持在23—26.5℃。实验前将羽化1—2天的棉铃虫蛾经过6—7小时400勒克司光照的处理,经暗室小孔投放入暗适应室,进行不同时间的暗适应处理,然后接通电源,打开暗室闸门,曝光二分半钟,立即关闭闸门,检查起飞个体数及诱集室内的虫数。

强光测验和弱光测验各使用80头棉铃虫蛾。为了消除不同历期对于单光和双光测验、以及不同暗适应时间测验所发生的影响,将80头棉铃虫蛾又分为8批,每批10头,在8天内分别以单、双光配合四种不同暗适应处理(15、30、60、120分钟)进行测验,其排列顺序见表2。

结果 从160头棉铃虫蛾的反复测验中,可以看出本种成虫的强度反应、波长反应以及对单光和双光的反应,都随暗适应时间的长短而异,说明复眼状态是控制趋光性的一个重要参数。

1) 复眼状态与强度反应 在405毫微米高强度测验中,暗适应15分钟起飞率为32%,与暗适应120分钟的起飞率有明显的不同,后者下降到22%(表3)。经过长期暗适应的复眼,是十分“脆弱”的,只能适应微弱光,不能耐受稍强的光,这可能是起飞率下降的一个重要原因。在405毫微米的弱光测验中,不但经过长期暗适应后,起飞率明显下

表 2　测验顺序

试验序号	第一天	第二天	第三天	第四天	第五天	第六天	第七天	第八天
1	15 单	15 双	30 单	30 双	60 单	60 双	120 单	120 双
2	30 单	30 双	60 单	60 双	120 单	120 双	15 单	15 双
3	60 单	60 双	120 单	120 双	15 单	15 双	30 单	30 双
4	120 单	120 双	15 单	15 双	30 单	30 双	60 单	60 双
5	15 双	15 单	30 双	30 单	60 双	60 单	120 双	120 单
6	30 双	30 单	60 双	60 单	120 双	120 单	15 双	15 单
7	60 双	60 单	120 双	120 单	15 双	15 单	30 双	30 单
8	120 双	120 单	15 双	15 单	30 双	30 单	60 双	60 单

注：单～405 毫微米　双～405 与 554 毫微米

表 3　强度反应比较

暗适应时间（分）	起飞率（%）		趋光率（%）	
	强光	弱光	强光	弱光
15	32	16	26	4
30	33	35	19	5
60	31	26	17	11
120	22	21	10	13

降，就连暗适应 15 分钟的起飞率也仅为 16%，有可能是因为初期暗适应的复眼对于这种弱光极不敏感的缘故。

起飞后的棉铃虫蛾不是全数进入诱集室，有不少停留在测验器中部较暗的地方。趋光率的大小与光线的强弱和暗适应时间的长短，都有密切的关系。从表 3 可以看出一个有趣的现象，在强光测验中，复眼转化越深，趋光性越差，复眼转化越浅，则趋光性越强；弱光测验则反之，复眼转化越深，趋光性越强，而转化越浅，则趋光性越差。

2）复眼状态与双光反应　双光测验中，405 毫微米紫光和 554 毫微米绿光同时存在。在这种情况下，棉铃虫蛾的行为反应比单光情况下，有时增强，有时减弱，有时不相上下。行为反应上发生的改变也同样是由光源的强弱和复眼的适应状态所决定的。例如，当两道光束都很弱时（弱光测验），暗适应 15 分—60 分钟的棉铃虫蛾的起飞率，以及对紫光的趋光率，都比单光测验明显增多（表 4）。由于增设了一个光源，总趋光率当然更增多。尤其暗适应 15 分钟的棉铃虫蛾，总趋光率相当于单光的 6.43 倍。而暗适应 120 分钟的棉铃虫蛾，则无论对紫光的趋光率或是总趋光率都比单光测验时反而降低。当两道光束都

表 4　单光照射和双光照射下的反应差别

暗适应时间（分）	弱双光相当于单光倍数			强双光相当于单光倍数		
	起飞率	405 趋光率	总趋光率	起飞率	405 趋光率	总趋光率
15	2.38	2.33	6.43	1.14	1.00	1.23
30	1.32	3.25	5.74	1.11	1.26	1.40
60	1.33	1.44	2.00	0.92	1.07	1.32
120	1.11	0.4	0.89	0.78	1.12	1.14

较强时(强光测验),起飞率和对紫光的趋光率,或者增加得不够明显,或者比单光测验时低,总趋光率则略有提高。实验结果说明了在大多数情况下,棉铃虫蛾对双光的趋光性强于对单光的趋光性。其中经过初期暗适应的个体,趋光性的这种变化大于经过长期暗适应的个体。而在弱光条件下,趋光性的变化又大于强光条件下的变化。因此,在弱光条件下,双光产生增效作用较大,而在强光条件下,双光产生增效作用较小。

3) 复眼状态与波长反应 在双光测验中,还看到棉铃虫蛾对于两种波长反应不是一成不变的。虽然通常对于紫光的趋光性远远强于对绿光的趋光性,但在光线很弱的情况下,飞向绿光的数量却明显多于飞向紫光的数量(表5)。在波长反应的研究中,许多研究者已注意到强度的重要性。例如 Hollingsworth (1961)(引自 Nelson, 1967)也曾经报道过红铃虫对于波长的选择特性是随光强而变的。在弱光条件下,对515毫微米的趋光性最强。在强光条件下,对365毫微米趋光性最强。但这种现象的真正的原因现在还不清楚。许多夜蛾的复眼,对于绿光很敏感,而对于紫光很不敏感。经过初期暗适应的复眼,视觉灵敏度较差。在弱光测验中,多数飞向绿光,有可能是因为只能看见绿光而看不见紫光的缘故。如果这种分析具有一定的正确性,也就可以进一步从理论上说明,为什么在弱光测验中,初期暗适应的棉铃虫对双光的趋光性能够大幅度地提高。

表5 起飞个体对二种波长的反应

暗适应时间(分)	弱光反应率(%)		强光反应率(%)	
	405 毫微米	554 毫微米	405 毫微米	554 毫微米
15	23	39	69	17
30	35	27	66	7
60	46	18	64	18
120	21	26	69	0

三、几点看法

1. 根据日暮时在室内窗旁所做的检查,看出在日夜交替的自然暗适应期间,各只棉铃虫蛾复眼从昼眼往夜眼的转化速率很不一致,到日暮后半小时,仍可能有极少数未达到深夜时的状态。由于室内窗旁照度实际上低于田间照度,日暮后半小时田间棉铃虫蛾复眼的转化程度很可能落后于室内窗旁的转化程度。

2. 在灯光防治区内,距离光源远近不同的地点上,辐射强度相差极为悬殊。根据室内的实验结果,同样复眼状态的棉铃虫蛾,在不同灯距下的行为应该有所不同。例如,复眼转化程度较浅的个体,离灯越近,趋光性越强,离灯越远,则趋光性越弱。反之,复眼转化程度较深的个体,离灯越近,趋光性越差,而离灯越远,则趋光性越强。换言之,在同一灯距下,复眼状态不同的个体,应该表现不同的反应。

3. 关于夜蛾趋光的原因,迄今为止,没有统一的说法。从表4的强光组来看,暗适应愈短,趋光率愈高,说明了当视力越差的时候,飞向光源的倾向愈强。似乎趋光性的本质是寻找明亮的地点。而从表6中的弱光反应率来看,起飞后的成虫,对于绿光的反应率往往不低于紫光的反应率(暗适应15分钟的特别明显)。由于夜蛾对于绿光的敏感性高于

紫光，似乎也说明了趋光性的本质是寻找明亮地点。但趋光性的本质又不能完全用寻找光明地点来解释。因为从表 4 的强光测验结果来看，经过 120 分的长期暗适应的成虫，在起飞以后，也还有将近半数的个体飞进诱集室。这些个体的视觉灵敏度应该是比较高的，不必再寻找更明亮的地点。另外，从表 6 的强光反应率来看，各种适应状态的成虫（从 15 分钟—120 分钟），在起飞后飞向紫光的百分率都高于飞向绿光的百分率。紫光的明亮程度不如绿光（成虫对紫光不灵敏），但刺眼程度大于绿光（李典谟等，1977）。所以趋光性有可能包括以上两种本质上不同的行为反应。

4. 根据国内外的文献记载，有丰富可见光的光源，对棉铃虫蛾等许多害虫均有较强的引诱性。相反，缺乏可见光的光源，则对另外许多害虫的引诱作用更大。如果室内弱光测验中 554 毫微米的作用和田间光源中的可见光的作用有相似之处，则可以设想，田间可见光的主要作用，或许也是对于那些远离光源的棉铃虫蛾具有较强的引诱性。

参　考　文　献

丁岩钦等 1974 夜蛾趋光特性的研究：棉铃虫和烟青虫成虫对单色光的反应。昆虫学报 **17**(3):307—16。

丁岩钦 1978 夜蛾趋光特性的研究：烟青虫成虫对双色光与光强度的反应。昆虫学报 **21** (1):1—6。

江苏南通地区农科所 1975 双光源诱杀农林害虫的研究。昆虫学报 **18**(3):289—94。

李典谟等 1977 夜蛾趋光特性的研究：复眼反射光的变化和上灯概率分析。昆虫学报 **20** (2):128—34。

陈元光等 1963 粘虫 *Leucania separata* Walker 成虫复眼暗适应的电生理研究。昆虫学报 **12**(1):1—9。

Agee, H. R. 1972 Sensory response of the compound eye of adult *Heliothis zea* and *H. virescens* to ultraviolet stimuli. Ann. ento. soc. Amer. **65** (3) :701—5.

Nelson, S. C. 1967 Electromagnetic energy. in "pest control" pp, 89—145 Edited by Wendell W. Kilogore.

Höglund, G. 1966 Pigment migration, light screening and receptor sensitivity in the compound eye of nocturnal Lepidoptera. Acta physiol. scand. 69, suppl. 282 pp, 56.

———— 1963 Receptor sensitivity and pigment position in the compound eye of nocturnal Lepidoptera. Life science. **6**:862—5.

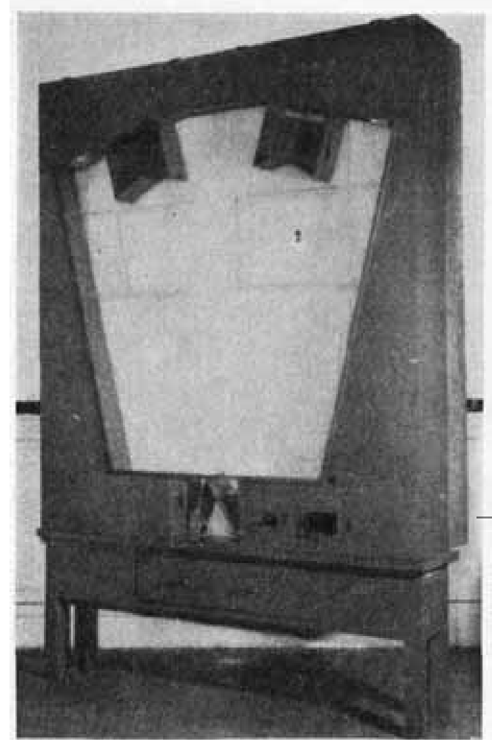
STUDIES ON THE PHOTOTACTIC BEHAVIOUR OF NOCTURNAL MOTHS: CHANGE IN BEHAVIOUR DURING THE TRANSFORMATION OF COMPOUND EYES

Hou Wu-wei Ho Siao-wei
(*Institute of Zoology, Academia Sinica*)

During natural dark adaptation period from sunset to night, both the rate of trasformation from day eye to night eye and the size of the glowing area after fully dark adaptation showed great variation among individuals of *Heliothis armigera* (Hübner). When the illumination intensity in the environment decreased to 0.27—0.60 lux, the average ratio of the diameter of the glowing area to the diameter of the compound eye was about 63.9% of that after fully dark adaptation. After half an hour, the average ratio reached 95.3%. The phototactic responses to a light source of 405 nm were different between moths which had been kept in the dark for 15, 30, 60 and 120 min. In the experiment with high light intensity, the shorter the dark adaptation, the stronger the response. But in the experiment with low light intensity, reversed result was obtained. In the latter experiment, if another light source of 554 nm existed simultaneously, then the total number trapped by the two light sources was 6.43 times of that trapped by one light source of 405 nm, after 15 min. of dark adaptation, but decreased after 120 min. of dark adaptation.

It is considered that in the light trapping area, the behaviour of the moths with their eyes in the same adaptation state might be different if they were at different distances from a light source, and the behaviour of the moths with their eyes in different adaptation states might also be different even they were at the same distance from the light source.

1—6　复眼反光区的变化



7　行为测验器

①喇叭口诱集室　②取虫小门
③投放试验成虫小孔　④暗适应室小门
⑤闸门开关　⑥光源开关